昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*, February 2009, 52(2): 183 – 190 ISSN 0454-6296

# 中华稻蝗五地理种群的卵滞育强度及生活史模式变异

赵 琴，朱道弘*，阳艳萍，谭荣鹤
（中南林业科技大学生命科学与技术学院，长沙 410001）

**摘要**：为调查中华稻蝗 *Oxya chinensis* 的地理适应，自北纬 42.3°至 20.0°采集了 5 个地理种群的标本，比较了其子代的卵滞育发生、滞育强度及成虫虫体大小。结果表明：不同的中华稻蝗地理种群显示了不同的光周期和温度反应模式。铁岭、济宁和泗洪种群的滞育不受光周期和温度的影响，滞育率均为 100%。南方的长沙和海口种群仅部分卵进入滞育，海口种群在短日条件下的滞育率高于长日条件，卵期温度亦对其滞育有较大的影响，而长沙种群的卵滞育仅受卵期温度的调控。长沙和海口种群的卵滞育强度最弱，其次是铁岭种群，中间纬度的济宁和泗洪种群的滞育强度最高。在北方的一化性种群中，滞育强度随着纬度的降低而增强。成虫的虫体大小因栖息地纬度的变化而呈现复杂的变异，北方种群的虫体大小与栖息地纬度存在显著的负相关关系，而长沙和海口种群的虫体小于济宁和泗洪种群。结果提示中华稻蝗各种群已形成各自的地理适应机制，纬度梯度在其生活史的形成和发育中起着重要的作用。

**关键词**：中华稻蝗；滞育；光周期；生活史模式；地理变异

**中图分类号**：Q968 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2009)02-183-08

## Variation of embryonic diapause intensity and life-cycle pattern in five geographic populations of the Chinese rice grasshopper, *Oxya chinensis* (Orthoptera: Acridoidea: Catantopidae) from China

ZHAO Qin, ZHU Dao-Hong*, YANG Yan-Ping, TAN Rong-He (College of Life Science and Technology, Central South University of Forestry & Technology, Changsha 410004, China)

**Abstract**: To investigate the geographic adaptation of the grasshopper, *Oxya chinensis*, populations of this grasshopper were collected in 5 localities ranging from 42.3°N to 20.0°N in China, and incidence of embryonic diapause, diapause intensity and adult body size were compared among the populations using their offsprings. The results indicated that different populations of the grasshopper displayed different patterns of response to photoperiod and temperature. The incidence of diapause was not influenced either by photoperiod or temperature in Tieling, Jining and Sihong populations, and their diapause rate was 100% under any conditions. Partial eggs entered diapause in the southern populations, *i. e.* Changsha and Haikou populations. A higher proportion of diapause eggs were produced at a short photoperiod than at a long photoperiod and the incubation temperature greatly influenced the induction of diapause in Haikou population, whereas the incidence of diapause in Changsha populations was only regulated by the incubation temperature of eggs. The egg diapause intensity was lowest in the Changsha and Haikou populations, followed by the Tieling population, and highest in the intermediate latitude populations, *i. e.* Jining and Sihong populations. In addition, diapause intensity increased as the original latitude decreased within the northern univoltine area. Adult body size showed a complicated pattern of variation along the latitudinal gradient. Significantly negative correlations between body size and latitude occurred within the northern populations; the body size of Changsha and Haikou populations, however, was smaller than that of Jining and Sihong populations. These results suggest that *O. chinensis* geographic populations have developed locality-specific adaptations, and the latitudinal gradient appears to play an important role in shaping their life-cycle and development.

基金项目：科技部科技合作与交流项目(20070919)

作者简介：赵琴，女，1983 年生，四川射洪人，硕士研究生，研究方向为保护生物学，E-mail：21027958@qq.com
＊通讯作者 Author for correspondence, E-mail: daohongzhuja@yahoo.com.cn

收稿日期 Received: 2008-10-13；接受日期 Accepted: 2008-12-12

**Key words**: *Oxya chinensis*; diapause; photoperiod; life-cycle pattern; geographic variation

昆虫的滞育可发生在卵期、幼虫期、蛹期或成虫期,在昆虫生活史中具有重要的意义。卵滞育表现为胚胎发育停滞,而进入延期发育阶段(suspended developmental stage),或曰滞育发育阶段(diapause developmental stage),这种发育停滞是昆虫对成虫期或卵期环境条件的反应(Tauber *et al*., 1986; Danks, 1987; Olvido *et al*., 1998)。卵滞育主要受光周期和温度的影响,就温带昆虫季节生活史的调控而言,诱导滞育的光周期反应是昆虫的重要生活史特征,这是由于在温带地区光周期能为反映未来气候条件提供最有规律、最可信赖的长期季节信号(Tauber *et al*., 1986; Danks, 1987; Mousseau and Dingle, 1991; Mousseau and Fox, 1998)。由于气候条件(如温度、日长)呈现明显的纬度梯度,许多分布广泛的昆虫种类因适应进化,在生活史特征方面出现渐变群变异(clinal variation),栖息于不同纬度的种群间生活史特征常表现显著的差异(Danilavsky, 1965; Tauber *et al*., 1986; Danks, 1987)。例如,由于光周期对应于纬度的连续变化而发生诱导滞育的临界光周期的地理变异(Dingle, 1978; Tauber *et al*., 1986; Danks, 1987);不同地理种群因地理适应而出现化性差异,完成世代数呈现极大的可塑性(Masaki, 1978; Masaki and Walker, 1987; Ishihara and Shimada, 1999)。滞育强度(diapause intensity)是指高于发育起点温度的某一温度条件下的滞育期间,或解除滞育所需经历低温或其他环境条件(如光周期)的时间。滞育强度亦存在着明显的纬度倾斜,一些昆虫的滞育强度与纬度梯度呈负相关,纬度越高滞育强度越低(Masaki, 1978, 1999, 2002),如黄脸油葫芦 *Teleogryllus emma* (Masaki, 1965)、玉米根萤叶甲 *Diabrotica virgifera* (Krysan, 1982)。

中华稻蝗 *Oxya chinensis* (Thunberg) 在我国分布广泛,除青海、西藏、新疆、内蒙古未见报道外,全国大多数地区均有发生(刘珍等, 1997;李艳君, 2003;王华弟等, 2007)。上世纪 80 年代中期以来,由于有机氯农药的禁用,以及耕作制度、生态环境的改变,中华稻蝗的危害逐步加重(王华弟等, 2007)。中华稻蝗以卵越冬,在我国大部分地区一年发生 1 代(刘珍等, 1997;李艳君, 2003;王华弟等, 2007;徐凤珍和李兰标, 2007),雷小吉和彭许成(1997)报道在江西一年发生 2 代。这些报道均为生活史的记述,并无其生活史调控机理的研究。刘世大和朱道弘(2005)的研究表明,中华稻蝗的卵滞育存在着可逆性。谭荣鹤等(2008)研究发现中华稻蝗卵滞育的发生受雌雄基因的共同作用,但滞育程度与滞育率高的亲本的关联性更大。本文通过中华稻蝗 5 个地理种群卵滞育的发生、环境调控及卵滞育强度等的比较,对其不同地理种群生活史的调控机理及滞育的生态意义进行了解释。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验昆虫

中华稻蝗若虫和成虫分别于 2005 年或 2006 年采自辽宁铁岭、山东济宁、江苏泗洪、湖南长沙、海南海口,各采集地的经纬度等见表 1。采集的成虫和若虫(各种群采集个体数 >100)分别于养虫笼内以禾本科植物饲养,养虫箱的长、宽、高分别为 30,20,30 cm,禾本科植物插入盛水的广口瓶,隔日更换 1 次。养虫笼置于人工气候室内(宁波江南仪器厂),饲养条件为温度 25 ± 1℃,光周期 12L: 12D。实验室饲养 1 ~ 2 代后,更换饲料时,收集产在植物之间的卵块供本研究使用。

### 1.2 滞育卵的判断

刘世大和朱道弘(2005)检测了株洲种群(N27.8°, E113.2°)于不同温度条件下的滞育率,发现在 25℃的条件下,仅部分卵进入滞育,非滞育卵的孵化前期介于 20 ~ 40 d。前期研究中,本文的长沙、海口种群亦与株洲种群相类似。因此,本文将产卵后 50 d 内孵化的卵视为非滞育卵,50 d 之后仍未孵化的卵视为滞育卵。

表 1 中华稻蝗的标本采集地

**Table 1 Populations of *Oxya chinensis* sampled in this study**

| 采集地 Collecting location | 纬度(°N) Latitude | 经度(°E) Longitude | 海拔(m) Altitude | 采集时间 Collecting date |
|---|---|---|---|---|
| 辽宁铁岭 Tieling, Liaoning | 42.3 | 123.9 | 83 | 2006-08 |
| 山东济宁 Jining, Shandong | 35.4 | 116.6 | 48 | 2005-07 |
| 江苏泗洪 Sihong, Jiangsu | 33.5 | 118.2 | 17 | 2005-07 |
| 湖南长沙 Changsha, Hunan | 28.2 | 113.0 | 50 | 2005-06 |
| 海南海口 Haikou, Hainan | 20.0 | 110.4 | 14 | 2006-08 |

### 1.3　5 个种群卵滞育率的地理变异观察

实验室获取的卵块，按刘世大和朱道弘（2005）方法，低温（8℃）处理 80 d 后，根据前期实验结果，将卵块置于 25℃ 让其孵化。成虫羽化后继续于相同条件下集团饲养（20～30 对），更换饲料时收集所产卵块。收集的卵块分别置于培养皿内，培养皿（d＝9 cm）底部垫放脱脂棉一层，脱脂棉上铺盖滤纸一张，卵块置于滤纸上。定期用洗瓶加水，以维持卵块一定的湿度。于 25℃ 的温度条件下观察 120 d，每日检查一次卵块的孵化情况，调查铁岭、济宁、泗洪、长沙及海口 5 个地理种群中华稻蝗卵滞育率的差异。

### 1.4　5 个种群卵滞育强度的地理变异观察

5 个地理种群的若虫和成虫于 25℃，光周期 12L∶12D 的条件下饲养，收集的卵块置于 25℃ 保存 40 d，使滞育卵进入滞育发育状态，然后，分别进行 20 d 或 40 d 的低温（8℃）处理，再于 25℃ 让滞育解除的卵孵化，观察 50 d，记录 50 d 内孵化若虫数，调查各地理种群的滞育强度。

### 1.5　光周期和温度对不同地理种群卵滞育率的影响

为研究光周期和温度对不同地理种群卵滞育率的影响，进行了 3 组实验处理。（1）若虫和成虫分别置于 25℃，光周期 16L∶8D 或 12L∶12D 的条件下饲养，获取的卵块保存于 25℃，观察 50 d，每日检查孵化情况，检测母代光周期对不同地理种群卵滞育的影响；（2）2007 年 6－10 月于长沙郊外采集若虫和成虫，于校内苗圃的自然条件下饲养，更换饲料时收集卵块。收集的卵块置于 25℃ 的人工气候室内，观察 50 d，逐日记录各月份、各卵块的孵化若虫数，调查中华稻蝗长沙种群卵滞育率的季节变化；（3）若虫和成虫于 25℃，光周期 16L∶8D 的条件下饲养，获取的卵块分别置于 20℃，25℃ 和 30℃ 的温度条件下，观察 50 d，每日检查孵化若虫数，研究卵期温度对不同地理种群滞育率的影响。

### 1.6　5 个种群虫体大小的地理变异

5 个地理种群的若虫于 25℃，光周期 12L∶12D 的条件下饲养。成虫羽化后 5 d 内以电子游标卡尺分别测量雌和雄成虫的头幅宽度、前翅长度及后足腿节长度 3 个指标，以分析其虫体大小的地理变异。

### 1.7　数据统计

使用 StatView 软件对不同母代光周期对各种群滞育率的影响进行配对法 $t$ 检验；对长沙种群滞育率的季节变化、不同温度对各种群滞育率的影响分别进行 Tukey-Kramer 多重比较；对低温处理 20 d 和 40 d 后各种群间滞育强度的差异进行 $\chi^2$ 检测，并对各种群的头幅、前翅长及后足腿节长与栖息地纬度的关系分别进行线性相关分析。

## 2　结果与分析

### 2.1　中华稻蝗不同地理种群的滞育率

中华稻蝗铁岭、济宁、泗洪、长沙及海口种群的若虫和成虫于温度 25℃、光周期 12L∶12D 的条件下饲养，所产卵块（卵块数＝10～17，卵粒数＝125～326）置于 25℃ 的恒温条件下观察 120 d，其卵粒的孵化曲线如图 1 所示。南方的长沙和海口种群在产卵后 30 d 左右出现一明显的孵化高峰，此时期的孵化整齐而集中。而后，虽然可见零星的若虫孵化，但孵化个体数少。长沙、海口种群产卵后 40 d 的孵化率分别为 63.1% 和 77.9%，产卵后 120 d 的孵化率分别为 66.9% 和 81.1%。纬度较高地区的种群在产卵后 40 d 内均未见若虫孵化，铁岭、济宁和泗洪种群的若虫分别于产卵后 60，80 和 100 d 左右开始孵化，但孵化断续而不整齐，至产卵后 120 d，铁岭、济宁和泗洪种群的孵化率分别为 24.5%，20.5% 和 21.0%，纬度越高若虫的孵化越早，且孵化率越高。

上述结果表明，中华稻蝗不同地理种群的卵均存在滞育现象，但滞育率存在地理变异。纬度较高的铁岭、济宁、泗洪种群的卵滞育率为 100%。而南方的长沙和海口种群的卵为部分滞育，卵滞育率分别约为 37% 和 22%。

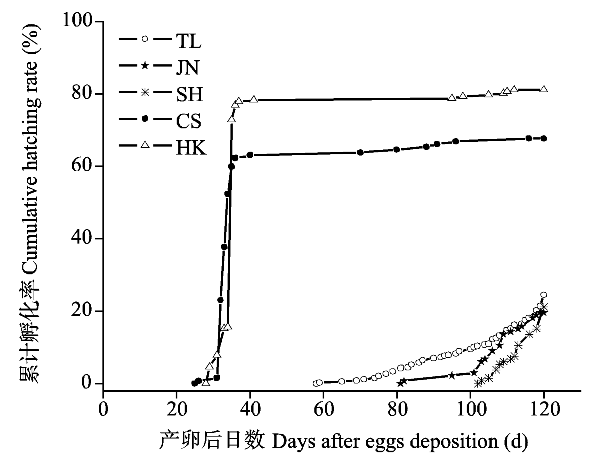



图 1　25℃ 下中华稻蝗卵的孵化曲线

Fig. 1　Hatching curves of *Oxya chinensis* eggs at 25℃

TL：铁岭种群 Tieling population；JN：济宁种群 Jining population；SH：泗洪种群 Sihong population；CS：长沙种群 Changsha population；HK：海口种群 Haikou population. 下图同 The same for the following figures.

### 2.2 中华稻蝗卵滞育强度的地理变异

为比较不同地理种群的滞育强度,对 5 个种群的卵块进行了 20 d 或 40 d 的低温(8℃)处理,加温(25℃)后滞育解除的卵粒迅速孵化,滞育强度以其低温处理后 50 d 内的孵化率加以量化。5 个地理种群的卵块经 20 d 或 40 d 的低温(8℃)处理后的孵化率见图 2。

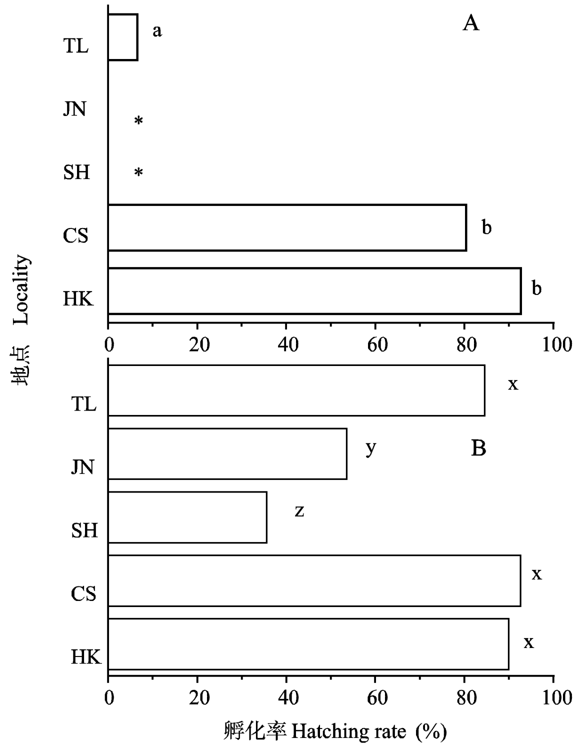



图 2 中华稻蝗低温(8℃)处理 20 d(A)或 40 d(B)后置于 25℃ 下的孵化率

Fig. 2 Percentage of eggs hatching at 25℃ after chilling at 8℃ for 20 d (A) or 40 d (B) in *Oxya chinensis*

相同字母指无显著差异。The bars labelled with the same letters indicate no significant difference in proportion at 5% by $\chi^2$-test. *:指无若虫孵化 Indicating no nymphs were hatched.

低温处理 20 d 后,济宁和泗洪种群在加温后 50 d内未见若虫孵化,铁岭种群的孵化率为 6.5%(卵粒数 = 557),南方的长沙和海口种群的孵化率分别为 80.3%(卵粒数 = 162)和 92.7%(卵粒数 = 536),显著高于北方的铁岭种群(图 2:A)($\chi^2$-test, $P<0.0001$)。

低温处理 40 d 后,5 个地理种群均有程度不同的滞育解除效果。铁岭、济宁、泗洪、长沙及海口种群的孵化率分别为 84.5%(卵粒数 = 685)、53.5%(卵粒数 = 256)、35.5%(卵粒数 = 238)、92.6%(卵粒数 = 183)和 91.0%(卵粒数 = 409),铁岭、长沙和海口种群的孵化率显著高于济宁和泗洪种群,以泗洪种群的孵化率为最低($\chi^2$-test)(图 2:B)。

上述结果清晰地表明,中华稻蝗的卵滞育强度存在着显著的地理变异,南方的长沙、海口种群的滞育强度最弱,高纬度的铁岭种群次之,而中间纬度的济宁、泗洪种群较强,铁岭、济宁和泗洪种群的滞育强度随纬度的降低而增强。

### 2.3 母代光周期对中华稻蝗不同地理种群卵滞育的影响

将若虫和成虫于 25℃,光周期 16L:8D 或12L:12D 的条件下饲养,所得卵块置于 25℃,检测了母代光周期对不同地理种群卵滞育的影响(图 3)。纬度较高地区的中华稻蝗种群,即铁岭、济宁及泗洪种群,不管是长日条件(16L:8D)还是短日条件(12L:12D),所产卵均进入滞育,其滞育率不受母代光周期的影响。长沙种群的卵均为部分滞育,长日条件、短日条件下的滞育率分别为 45.5% ± 22.5% [mean ± *SD*, n(卵块数) = 31, 下同]和 48.3% ± 17.6%(n = 27),二者间无显著差异($t$-test, $P>0.05$),母代光周期不影响其子代卵的滞育率。长日条件、短日条件下海口种群子代卵的滞育率分别为 18.4% ±4.0%(n = 21)和 43.8% ±46.2%(n = 24),长日条件下的滞育率显著低于短日条件($t$-test, $P<0.001$),其滞育受母代光周期的调控。

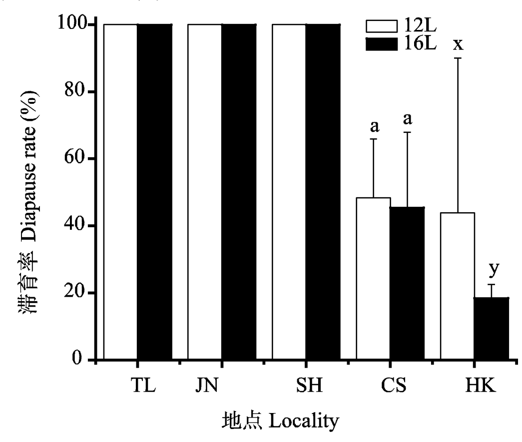



图 3 母代光周期对中华稻蝗不同地理种群卵滞育的影响

Fig. 3 The effects of parental photoperiods on the induction of embryonic diapause in different populations of *Oxya chinensis* at 25℃

图中数据为平均数 ± 标准差,不同字母表示经 $t$ 检验存在显著差异。Data are presented as mean ± *SD*, and different letters indicate significant difference between the photoperiods ($t$-test, $P<0.05$).

自然条件下,光周期随着季节的变迁而变化。为进一步检测光周期对长沙种群卵滞育的影响,收

集野外自然条件下 6－11 月所产卵块(4～32)，转移至实验室，调查了中华稻蝗长沙种群卵滞育的季节变化，结果如图 3 所示。在长沙郊外的采集中，第 1 代成虫于 6 月初出现，6－8 月收集到其所产卵块，9 月初第 2 代成虫羽化，10－11 月收集到其所产卵快。虽然秋季所产第 2 代卵块的滞育率略高于夏季世代，但经统计分析，均无显著差异(Tukey's-test，$P>0.05$)(图 4)。说明中华稻蝗长沙种群各世代所产卵块均为部分滞育，滞育率不因季节的变迁而发生变化，进一步证实了光周期对中华稻蝗长沙种群的卵滞育的发生无调控作用。

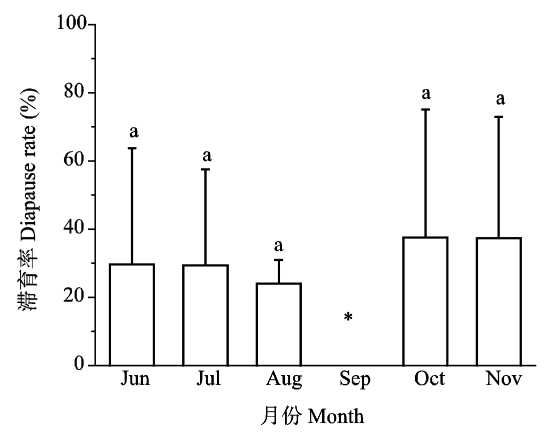



图 4　中华稻蝗长沙种群卵滞育率的季节变化

Fig. 4　The seasonal variation of embryonic diapause rates of Changsha population of *Oxya chinensis*

标注相同字母指无显著差异。The bars labelled with the same letter indicate no significant difference at 5% Tukey's-test. *：指未收集到卵块 Meaning no eggpod was collected.

## 2.4　卵期温度对中华稻蝗不同地理种群卵滞育率的影响

若虫和成虫于 25℃，光周期 16L∶8D 的条件下饲养，获取的各地理种群卵块(10～17)分别置于 20℃，25℃和 30℃，调查了卵期温度对不同地理种群滞育率的影响(图 5)。济宁和泗洪种群无论是 30℃，还是 25℃或 20℃，产卵后 50 d 内均未见若虫孵化，其后虽有零星孵化，但孵化不整齐。可见济宁和泗洪种群的卵滞育不受卵期温度的影响，3 个温度条件下的滞育率均为 100%。长沙和海口种群在 30℃，25℃及 20℃的温度条件下，产卵后 20～50 d 之间，分别有一集中孵化阶段，50 d 后虽有零星孵化，但孵化若虫数少。2 个种群的滞育率随温度的变化而变化，温度越高滞育率越低，长沙种群在 20℃的温度条件下的滞育率显著高于 30℃(Tukey's-test，$P<0.001$)，海口种群在 30℃，25℃及 20℃的温度条件下的滞育率均存在显著差异(Tukey's-test，$P<0.005$)(图 5)。

上述结果表明，中华稻蝗北方种群的卵滞育与卵期温度无关，高温、低温条件下均进入滞育状态，而南方的长沙、海口种群的滞育受卵期温度的影响，温度越高滞育率越低。

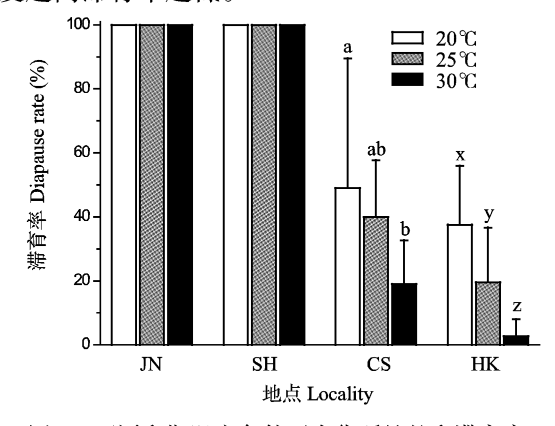



图 5　不同卵期温度条件下中华稻蝗的卵滞育率

Fig. 5　Embryonic diapause rates of *Oxya chinensis* eggs incubated at 20, 25 and 30℃ after deposition

相同字母指无显著差异。The bars labelled with the same letter indicate no significant difference in proportion at 5% by Tukey's-test.

## 2.5　中华稻蝗虫体大小的地理变异

5 个地理种群的若虫于相同条件下饲养，成虫羽化后，分别测量了 29～32 对雌雄成虫的头幅宽度、前翅和后足腿节的长度，结果如图 6 所示。

5 个种群中，济宁、泗洪种群雌成虫的头幅最大，铁岭种群次之，南方长沙、海口种群的头幅最小，铁岭、济宁、泗洪、长沙及海口种群的头幅与栖息地纬度间不存在相关关系($R=0.079$，$P>0.05$)。但北方的铁岭、济宁、泗洪种群的头幅与纬度间存在着显著的负相关关系，纬度越高头幅越小($y=6.467-0.042x$，$R=-0.541$，$P<0.0001$)(图 6：A)。雄成虫头幅也与雌成虫一样，仅北方的铁岭、济宁、泗洪种群与其栖息地纬度存在着负相关关系($y=5.527-0.044x$，$R=-0.536$，$P<0.0001$)(图 6：B)。

与头幅相似，在铁岭、济宁、泗洪、长沙及海口种群中，北方的铁岭、济宁、泗洪种群雌、雄成虫的前翅长与纬度间存在着显著的负相关关系，纬度越高前翅越短，雌、雄成虫的回归方程式分别为 $y=48.021-0.586x$($R=-0.780$，$P<0.0001$)(图 6：C)和 $y=6.467-0.042x$ ($R=-0.541$，$P<0.0001$)(图 6：D)。

铁岭、济宁、泗洪、长沙及海口种群成虫后足腿节长度亦然,仅铁岭、济宁、泗洪种群雌成虫($y = 29.851 - 0.302x$, $R = -0.724$, $P < 0.0001$)(图 6: E)、雄成虫($y = 26.743 - 0.325x$, $R = -0.785$, $P < 0.0001$)(图 6: F) 的后足腿节与栖息地纬度呈显著的负相关关系。

上述结果表明,在供试的中华稻蝗 5 个地理种群中,北方的铁岭、济宁及泗洪种群的虫体大小与栖息地纬度存在着显著的负相关关系,纬度越高虫体越小,而南方的长沙、海口种群的虫体反而小于济宁和泗洪种群。

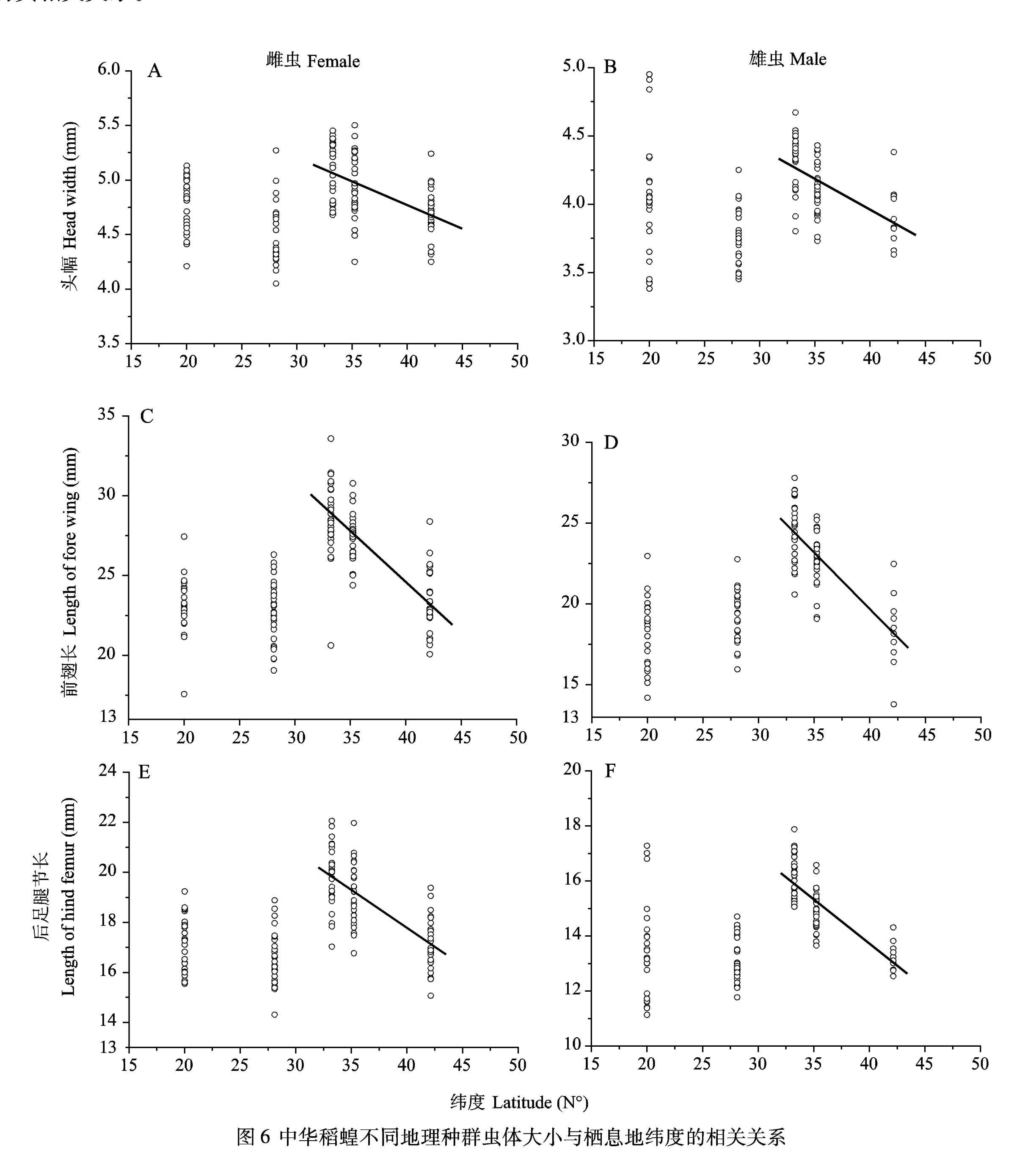



图 6 中华稻蝗不同地理种群虫体大小与栖息地纬度的相关关系

Fig. 6 Relationships between inhabited latitude and body size of *Oxya chinensis* geographical populations

## 3　讨论

中华稻蝗在我国的南北均有分布，以卵越冬（刘珍等，1997；李艳君，2003；王华弟等，2007）。本研究的结果表明，不同的地理种群的卵均出现滞育，但滞育率存在着地理变异，北方种群为完全滞育，南方的长沙、海口种群为部分滞育（图 1）。同样分布广泛的飞蝗 *Locusta migratoria* 卵滞育的发生和调控，无论是欧洲、日本，还是我国的种群，均表现相似的纬度适应。高纬度地区一化性种群的卵全部进入滞育，不受光周期或温度的影响，低纬度地区的多化性种群的卵不滞育或仅在低温条件下部分卵进入滞育，栖息于中间纬度地区的二化性种群的卵滞育则通过光周期和温度进行调控（Verdier, 1972; Hakomori and Tanaka, 1992；Tanaka, 1994; Li *et al.*, 1998; Tanaka and Zhu, 2008）。本研究的中华稻蝗铁岭、济宁和泗洪种群的卵滞育与光周期和温度无关，所产卵全部进入滞育，完全由遗传控制；长沙种群的滞育不受光周期的影响，不管是长日条件还是短日条件均只有部分卵进入滞育，但滞育率受卵期温度的影响，温度越高滞育率越低；而低纬度地区的海南种群滞育受光周期和温度的共同调控（图 2 ~ 5）。

本研究的铁岭、济宁和泗洪种群，无论长日条件还是短日条件，所产卵均为滞育卵，很显然 3 个种群都是一化性。长沙种群不论是长日条件还是短日条件下，所产卵均为部分滞育，部分不滞育，即使将卵块置于 30℃ 的高温下亦然。可以认为，中华稻蝗长沙种群为一年 1 代和一年 2 代混合发生，从地理分布来说长沙应为中华稻蝗一化性和二化性的交叉区域。尽管有报道认为中华稻蝗在江西宜春一年发生 2 代（雷小吉和彭许成, 1997），但江西宜春（N27.7°）和长沙（N28.2°）纬度接近、气候相似，也应是一年 1 代和一年 2 代混合发生。海南种群的卵滞育受温度和光周期的影响，长日条件下所产卵块置于 30℃ 时滞育率极低，作者推测中华稻蝗在海南一年完成 2 代或更多代，虽然尚需进一步的研究。昆虫的个体大小与纬度呈负相关关系，纬度越高个体越小，即遵循所谓的逆贝格曼定律（against Bergmann's rule）（Blanckenhorn, 2000; Bidau and Martí, 2007）。中华稻蝗铁岭、济宁和泗洪种群的头幅、前翅和后足腿节与栖息地纬度呈显著的负相关关系，与逆贝格曼定律相吻合，而南方的长沙、海口种群的虫体反而较济宁和泗洪种群小（图 6）。究其原因应在于化性的差异，北方种群为一化性，南方为二化性或多化性时，南方种群为在适宜的季节完成发育，必然缩短发育历期，而导致个体小于北方种群。因此，从中华稻蝗不同种群虫体大小的地理变异，可进一步验证上述各种群不同生活史模式的结论。

许多昆虫滞育强度因栖息地纬度不同而发生变异（Masaki, 1978, 1999, 2002）。如黄脸油葫芦（Masaki, 1965）、玉米根萤叶甲（Krysan, 1982），其越冬卵的滞育强度与栖息地纬度呈显著的负相关关系，这种变异被认为是为了避免冬季前的不适时孵化。但也有一些种类北方种群的滞育强度大于南方种群，如稻秆蝇 *Chlorops oxyzae* 北方的二化性种群的滞育较南方 3 化性种群的更强（Takeda, 1996）。中华稻蝗卵滞育强度的地理变异涵盖了上述两种类型，北方的铁岭、济宁和泗洪种群的滞育强度随纬度的降低而增强，而南方的长沙和海口种群滞育强度弱于北方的一化性种群（图 5）。北方一化性种群的产卵时期为 9 - 10 月（李艳君, 2003；徐凤珍和李兰标, 2007），纬度相对较低的种群（如泗洪种群）相对于纬度较高种群（如铁岭种群）来说，在冬季来临前更可能暴露在较高的温度条件下，因此，为避免冬季前的不适时孵化，增加滞育强度是有利的，这显然是长期自然选择的结果。而南方的种群（如长沙种群），由于发生代数的增加，越冬卵出现的季节较晚，如长沙第 2 代的产卵时期为 10 - 11 月，冬季前不适时孵化的压力较小。这种滞育强度的变异可能与进入滞育所需的时间相关，如一种蟋蟀 *Pteronemobius csikii*（Masaki, 1978）。

中华稻蝗南方种群的卵存在着滞育和非滞育两种表现型，这种现象或许有利于提高种群的适合度。在某些条件下，如高温和长日，较高的非滞育卵的比例，意味着更多个体能完成下一世代，从而增加种群数量；反之，如遇秋季温度较低的年份，滞育比例较高则有利于种群的安全越冬，而有利于种群的维持，可以认为其滞育率的变异取决于非滞育和滞育选择压的平衡，亦可视为一种危险分散机制。

### 参考文献（References）

Bidau CJ, Martí DA, 2007. Clinal variation of body size in *Dichroplus pratensis* (Orthoptera: Acrididae): Inversion of Bergmann's and Rensch's rule. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 100: 850 - 860.

Blanckenhorn WU, 2000. Temperature effects on egg size and their fitness

consequences in the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria*. *Evol. Ecol.*, 14: 627 – 643.

Dingle H, 1978. Migration and diapause in tropical, temperate, and island milkweed bugs. In: Dingle H ed. Evolution of Insect Migration and Diapause. Springer-Verlag, New York. 254 – 276.

Danilavsky AS, 1965. Photoperiodism and Seasonal Development of Insects. Oliver and Boyd, Edinburgh and London.

Danks HV, 1987. Insect Dormancy: An Ecological Perspective. Biological Survey of Canada, Ottawa.

Hakomori T, Tanaka S, 1992. Genetic control of diapause and other developmental traits in Japanese strains of the migratory locust, *Locusta migratoria* L.: Univoltine *vs*. bivoltine. *Jpn. J. Entomol.*, 60: 319 – 328.

Ishihara M, Shimada M, 1999. Geographical variation in photoperiodic response for diapause induction between univoltine and multivoltine populations of *Kytorhinus sharpianus* (Coleoptera: Bruchidae). *Environ. Entomol.*, 28: 195 – 200.

Krysan JL, 1982. Diapause in the Nearctic species of the *virgifera* group of *Diabrotica*: Evidence for tropical origin and temperate adaptations. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 75: 136 – 142.

Lei XJ, Peng XC, 1997. Occurrence and control of the Chinese rice grasshopper in our city. *Jiangxi Agri. Sci. Tech.*, 1: 38 – 39. [雷小吉,彭许成,1997. 我市稻蝗的发生与防治. 江西农业科技,1: 38 – 39]

Li B, Chen Y, Cai H, 1998. Effects of photoperiod on embryonic diapause and reproduction in the migratory locust in three geographic populations. *Insect Science*, 5: 342 – 349.

Li YJ, 2003. Occurrence, control and cure of Chinese rice grasshopper in middle region of Liaoning. *Reclaiming and Rice Cultivation*, 4: 29 – 30. [李艳君,2003. 中华稻蝗在辽宁中部地区的发生及防治. 垦殖与稻作, 4: 29 – 30]

Liu SD, Zhu DH, 2005. Termination and reversibility of diapause in the egg of *Oxya chinensis*. *Journal of Central South Forestry University*, 25: 74 – 77. [刘世大,朱道弘, 2005. 中华稻蝗卵滞育的消除及滞育强度的可逆性. 中南林学院学报, 25: 74 – 77]

Liu Z, Gao SS, Zhang LQ, Lou HY, 1997. Study on the biology and control of Chinese rice grasshopper. *Entomol. Knowl.*, 34: 195 – 197. [刘珍,高山松,张连全,娄海玉,1997. 中华稻蝗生物学特性及防治研究. 昆虫知识,34: 195 – 197]

Masaki S, 1965. Geographic variation in the intrinsic incubation period: a physiological cline in the Emma field cricket (Orthoptera: Gryllidae: Teleogryllus). *Bull. Fac. Agri. Hirosaki Univ.*, 11: 59 – 90.

Masaki S, 1978. Seasonal and latitudinal adaptation in the life cycles of crickets. In: Dingle H ed. Evolution of Insect Migration and Diapause. Springer-Verlag, New York. 72 – 100.

Masaki S, 1999. Seasonal adaptation of insects as revealed by latitudinal diapause clines. *Entomol. Sci.*, 2: 539 – 549.

Masaki S, 2002. Ecophysiological consequences of variability in diapause intensity. *Eur. J. Entomol.*, 99: 143 – 154.

Masaki S, Walker TJ, 1987. Cricket life cycles. *Evol. Biol.*, 21: 349 – 423.

Mousseau TA, Dingle H, 1991. Maternal effects in insect life histories. *Annu. Rev. Entomol.*, 36: 511 – 534.

Mousseau TA, Fox CW, 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends Ecol. Evol.*, 13: 403 – 407.

Olvido AE, Busby S, Mousseau TA, 1998. Oviposition and incubation environmental effects on embryonic diapause in a ground cricket. *Anim. Behav.*, 55: 331 – 336.

Takeda M, 1996. Photoperiodic induction, maintenance and termination of winter diapause in two geographic ecotypes of the rice stem maggot, *Chlorops oryzae* Matsumura. *Appl. Entomol. Zool.*, 31: 379 – 388.

Tan RH, Zhu DH, Yang YP, 2008. The diapause rate of hybrid offsprings among three geographic populations in a grasshopper, *Oxya chinensis*. *Chin. Bull. Entomol.*, 45: 394 – 397. [谭荣鹤,朱道弘,阳艳萍,2008. 中华稻蝗不同地理种群杂交子代的滞育率. 昆虫知识,45: 394 – 397]

Tanaka H, 1994. Geographic variation of embryonic diapause in the migratory locust, *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae), in Japan. *Jpn. J. Entomol.*, 62: 629 – 639.

Tanaka S, Zhu DH, 2008. Geographic variation of embryonic diapause, cold-hardiness and life cycles in the migratory locust, *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae), in China. *Entomol. Sci.*, 11: 327 – 339.

Tauber MJ, Tauber CA, Masaki S, 1986. Seasonal Adaptations of Insects. Oxford University Press, London.

Verdier M, 1972. The different life cycles in Locusta in relation to climatic and genetic diversity. In: Proceedings of the International Study Conference on Current and Future Problems of Acridology, London. 335 – 338.

Wang HD, Xu ZH, Feng ZQ, Xu FS, Wu YX, 2007. Study on occurrence and control of Chinese rice locust. *Chin. Agri. Sci. Bull.*, 23: 387 – 391. [王华弟,徐志宏,冯志全,徐福寿,吴玉香,2007. 中华稻蝗发生规律与防治技术研究. 中国农学通报, 23: 387 – 391]

Xu FZ, Li LB, 2007. Study on the life history of Chinese rice grasshopper. *Anhui Agri. Sci. Bull.*, 13: 158 – 159. [徐凤珍,李兰标,2007. 中华稻蝗生活史的研究. 安徽农学通报, 13: 158 – 159]

(责任编辑: 袁德成)